Alytes, 1994, **12** (2): 64-74.

Volume d'eau effectif, volume d'eau accessible et effet de masse chez les têtards de *Bufo calamita*

Nils GOLAY & Heinz DURRER

Station de recherches Rana, Rue de la Pisciculture, 68300 Saint-Louis, France

The experiment presented here was centred on two questions: (1) does crowding effect in tadpoles of *Bufo calamita* influence the size of toadlets at metamorphosis? (2) does the crowding effect depend on the density of the tadpoles in the total water volume (effective water volume) and/or on their density in the accessible water volume (enclosed in a frame)?

To test these hypotheses, seven groups of tadpoles were raised in seven basins, all containing the same water volume. In three of these basins the accessible water volume was restricted to a tenth by a frame.

These experiments showed that the crowding effect strongly influences the size of freshly metamorphosed toadlets. At a density of five tadpoles per litre, growth inhibition was already noticeable. Both the effective and the accessible water volume interact with the crowding effect.

With increasing tadpole density the larval period of the first metamorphosing toadlets is reduced whereas the time span until 50 % of the animals reach metamorphosis is prolonged.

INTRODUCTION

Chez la plupart des anoures, la croissance des têtards est ralentie proportionnellement à leur densité, ce qui entraîne une taille inférieure à la normale chez les individus juste métamorphosés. Ce phénomène est désigné du nom d'"effet de masse" ou "crowding effect" (KABISCH, 1990).

Nous avons supposé que ce phénomène jouait un rôle important chez le crapaud calamite (*Bufo calamita*). En effet, cet anoure pond habituellement une grande quantité d'œufs dans des volumes d'eau relativement faibles (voir par ex.: ANDRÉN & NILSON, 1985; BANKS & BEEBEE, 1987; BREGULLA, 1988; HEUSSER, 1972); ainsi, la densité des têtards du calamite est en général très élevée dès l'éclosion Cette densité augmente encore avec l'assèchement progressif des mares, très souvent éphémères, qui constituent les frayères les plus recherchées par cet anoure.

Le premier but de l'expérience présentée ici était de tester deux hypothèses à propos du déterminisme de l'effet de masse chez le calamite.

(1) Hypothèse du volume d'eau effectif: l'effet de masse serait déclenché par une densité élevée de têtards.

L'estimation de la densité pose le problème du volume d'eau dans lequel vivent les têtards. Celui-ci peut être bien plus grand que le volume d'eau qui leur est accessible. En effet, les eaux stagnantes des biotopes fréquentés par le crapaud calamite sont le plus souvent en contact direct avec la nappe phréatique, le substrat de leur fond étant fréquemment constitué de gravier et de sable (voir par ex : BEEBEE, 1979; BLANKENHORN, 1972; BRINKMANN & PODLOUKY, 1987; GROSSENBACHER, 1988; SINSCH, 1988, 1989). Du fait du renouvellement de l'eau, le volume d'eau total qui baigne les têtards au cours de leur développement est bien plus important que le volume apparent de la frayère (volume d'eau accessible). Ainsi, même dans un habitat restreint et malgré une densité très élevée, l'effet de masse peut être amorti, à condition, toutefois, que la nourriture soit suffisante. Selon cette hypothèse, le mécanisme d'inhibition suppose la dispersion dans le milieu d'un agent inhibiteur.

(2) Hypothèse du volume d'eau accessible: l'effet de masse serait proportionnel à la densité des têtards dans le volume d'eau qui leur est accessible. Selon cette hypothèse, le mécanisme de l'inhibition reposerait sur les contacts directs entre congénères.

Le deuxième but de cet article est d'évaluer l'influence de l'effet de masse sur la taille des jeunes crapauds calamites juste après leur métamorphose et sur la durée de leur période larvaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été effectuées dans la Halle Est de la pisciculture de la Petite Camargue Alsacienne à Saint-Louis (Haut-Rhin, France).

L'élevage des groupes de têtards a été réalisé dans des bassins circulaires en fibre de verre, de 150 $\pm$ 10 l. Le fond des bassins étant légèrement en forme d'entonnoir, la profondeur au bord était de 1 cm contre 11 cm au centre (fig. 1).

Dans tous les bassins, les conditions physiques ont été maintenues constantes (température de 24°C, aération continue). Tous les bassins recevaient le même éclairage. L'eau a été changée à peu près tous les deux jours. La nourriture était composée de 2/5 de poudre d'ortie, 2/5 de nourriture pour poissons rouges, broyée, et 1/5 de granulés pour chats. La ration quotidienne était de 24 mg/têtard pendant les deux premières semaines, et de 48 mg/têtard par la suite (quantités considérées comme optimum par BEEBEE, 1983).

Le 13 mai 1991, 7 bassins ont été garnis de frai de calamite pris dans des mares en cours d'assèchement de la gravière SASAG à Blotzheim (Haut-Rhin) pendant les nuits des 11 et 12 mai 1991. La répartition du frai de 6 femelles dans les 7 bassins a été

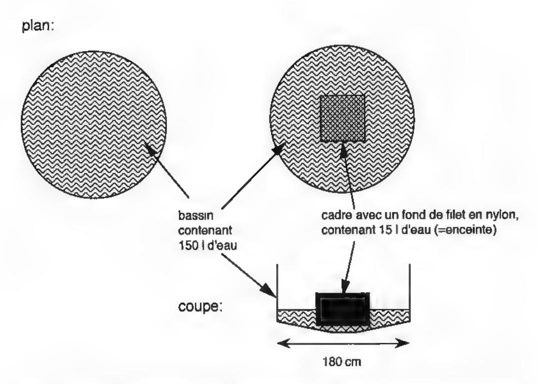


Fig 1 – Schéma de l'installation utilisée: bassins circulaires de pisciculture avec ou sans enceinte.

proportionnelle au nombre de têtards par bassin pour réduire le plus possible la variation génétique entre les groupes.

Le nombre total d'œufs a été extrapolé à partir de comptages sur des morceaux de cordon de 10 cm de longueur.

Dans les groupes '1500 se', '3000 se' et '3000 ae', plus de 100 œufs ne se sont pas développés (Tableau I). Le nombre initial de têtards (deuxième colonne du Tableau I) a été estimé en déduisant le nombre d'œufs non éclos du nombre d'œufs introduits dans les bassins. Pour les trois groupes qui comptaient moins de têtards que prévu, on a réduit le volume d'eau dans les proportions nécessaires pour obtenir la densité de têtards désirée pour l'expérience. Pour ne pas endommager les têtards récemment éclos, on a pris soin d'enlever les œufs non développés une fois que les têtards nageaient dans le bassin.

Afin de restreindre le volume d'eau disponible, une enceinte perméable de 50 × 50 cm a été installée à l'intérieur de 3 des 7 bassins. Le cadre de cette enceinte était en bois et son fond consistait en un filet très fin en nylon (taille de la maille: 1,1 × 1,1 mm). Une mouture grossière de la nourriture l'empêchait de tomber à travers les mailles du filet de

Tableau I. — Noms des 7 groupes, conditions de l'expérience et résultats:

d (vol. effectif): densité de têtards dans le volume d'eau effectif (150 l).

d (vol. accessible): densité de têtards dans le volume accessible, c'est-à-dire dans le volume d'eau dans lequel ils pouvaient se mouvoir librement (15 l avec enceinte, 150 l sans enceinte). Le nombre des têtards éclos n'était pas exactement identique dans tous les bassins et l'adjonction d'autres têtards après l'éclosion était contre-indiquée. On a donc choisi de réduire le volume d'eau, chez les trois groupes (suivis d'astérisques) qui comptaient moins de têtards que prévu, dans les proportions nécessaires pour obtenir la densité de têtards désirée pour l'expérience. Ainsi le volume d'eau était, après cet ajustement, de 140 l pour les groupes (*) et (**) et de 120 l pour le groupe (***).

Jours de mensuration: jours après l'éclosion où des échantillons de crapauds récemment métamorphosés furent prélevés pour mensuration de leur longueur.

n: nombre total des crapauds mesurés.

nom du groupe	nombre têtards	avec/sans enceinte	d (vol. effectif)	d (vol. access.)	jours de mensuration	n
'150 se'	150	sans	1 / l	1 / l	1;3	27
'700 se'	700	sans	5 / l	5 / l	1;3;6	37
'700 ae'	700	avec	5 / l	50 / l	1;3;8	37
'1500 se'*	1400	sans	10 / l	10 / l	1;7;13	25
'1500 ae'	1500	avec	10 / l	100 / l	1;3;10;16;18;20	57
'3000 se'**	2800	sans	20 / l	20 / l	1;7;10;14	71
'3000 ae'***	2400	avec	20 / l	200 / l	1;3;13;16;18;20	57

l'enceinte. Les têtards de tous les groupes expérimentaux avaient ainsi accès à la même quantité de nourriture.

Un diffuseur placé sous ce filet assurait la circulation de l'eau entre l'intérieur et l'extérieur de l'enceinte. A l'intérieur de celle-ci, la profondeur de l'eau était de 6 cm et le volume d'eau de 15 l, soit 10 % du volume d'eau effectif contenu dans le bassin où se trouvait l'enceinte (fig. 1).

Pour chaque groupe, on a relevé le temps écoulé entre l'éclosion et la métamorphose des premiers têtards (Met 1), le temps entre les premières métamorphoses et le moment où environ 50 % des têtards avaient achevé leur métamorphose (Met 50 %), et la longueur moyenne (de la pointe du museau à l'extrémité de l'urostyle) des crapelets à la métamorphose (plusieurs échantillons pendant la période Met 50 %, Tableau I). Les têtards et les jeunes crapauds morts ont été retirés journellement pendant toute la durée de l'expérimentation. Le nombre des jeunes crapauds évacués des bassins n'ayant été qu'estimé, les durées Met 50 % obtenues peuvent comporter une erreur d'environ ± 2 jours.

Après l'expérience, tous les crapelets ont été relâchés dans la gravière.

Résultats

L'analyse de variance à deux facteurs montre que la présence de l'enceinte et la densité de têtards influencent la taille à la métamorphose ($F/densité_{3,304}$ = 251,6, P = 0,0001; $F/enceinte_{1,304}$ = 108,2, P = 0,0001). De plus, l'interaction entre ces deux facteurs est aussi significative ($F/densité \times enceinte_{2,304}$ = 24,4, P = 0,0001).

A la métamorphose, les jeunes crapauds du groupe '150 se' étaient de loin les plus grands, suivis de ceux des groupes '700 se' et '1500 se' (fig. 2). Les jeunes crapauds du groupe '700 ae' occupaient une position intermédiaire En revanche, les crapauds des groupes '1500 ae', '3000 se' et '3000 ae', aux longueurs moyennes à peu près égales, étaient sensiblement plus petits que ceux des quatre autres groupes.

La réduction du volume d'eau accessible aux têtards (le volume d'eau effectif restant le même) a eu des conséquences importantes, ce qui apparaît clairement lorsqu'on compare les groupes '700 se' et '700 ae' et les groupes '1500 se' et '1500 ae'. L'hypothèse du rôle du volume d'eau accessible peut donc être retenue.

Le volume d'eau accessible n'a cependant pas été le seul facteur responsable de l'effet de masse dans l'expérience. Si tel avait été le cas, l'effet de masse aurait dû être plus fort – ou du moins aussi fort - dans le groupe '700 ae' que dans le groupe '3000 se', étant donné que les têtards du groupe '700 ae' ne disposaient chacun en moyenne que de 20 ml (ce qui correspond à une densité de 50 têtards / l dans le volume accessible), alors que ceux du groupe '3000 se' disposaient de 50 ml (soit 20 têtards / l). Or, les crapauds du groupe '700 ae' sont devenus plus grands que ceux du groupe '3000 se'. La première hypothèse, selon laquelle l'effet de masse dépend du volume d'eau effectif, est donc également acceptable.

L'expérience montre cependant aussi les limites de l'influence de la densité: à partir d'un certain seuil, l'influence d'une augmentation de la densité sur l'effet de masse est de plus en plus faible (fig. 2). Ainsi, l'augmentation du nombre de têtards entre le groupe '1500 ae' et le groupe '3000 ae', qui présentent les plus fortes densités, n'entraîne pas une réduction significative de la taille des jeunes crapauds, comme le montre le test t (t = −0,159, P = 0,87).

La durée du développement des premiers têtards (Met 1) ainsi que la durée qui sépare les premières métamorphoses du moment où la moitié des têtards ont achevé leur métamorphose (Met 50 %) a beaucoup varié d'un groupe à l'autre (fig. 3).

Plus les animaux étaient grands à la métamorphose, c'est-à-dire plus l'effet de masse était faible, plus la durée Met 1 a été longue (n = 6, coefficient de corrélation linéaire r – 0,93, P = 0,006; fig. 3a), et plus la durée Met 50 % a été brève (n – 7, coefficient de corrélation linéaire r = −0,76, P = 0,033; fig. 3b).

A l'intérieur des groupes, il n'y a pas eu de différence de taille significative entre les crapauds qui s'étaient métamorphosés les premiers et ceux qui s'étaient métamorphosés les derniers.

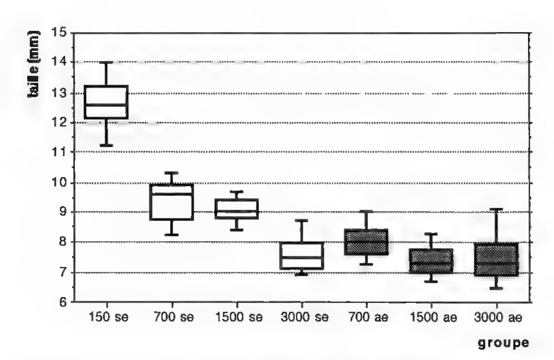


Fig. 2 - Taille à la métamorphose des têtards des différents groupes. La moyenne de chaque groupe est indiquée par la ligne dans la boîte, les extrémités de la boîte indiquent la déviation standard, et les barres l'intervalle de confiance de 95 % Le test de comparaison de moyennes Student-Newman-Keuls entre les moyennes de tous les groupes montre l'ordre suivant: 150se > 700se = 1500se > 700ae > 3000se = 1500ae = 3000ae.

Dans tous les groupes expérimentaux, le taux de mortalité jusqu'à la libération des animaux est resté en-dessous de 10 %. La mortalité la plus élevée a été observée dans le groupe '1500 ae' avec 103 têtards morts (soit 7 %) et 15 crapauds juvéniles morts (soit 2 % des 750 crapauds métamorphosés). La mortalité la plus faible a été observée dans le groupe '700 ae' (15 têtards soit 2 % et 12 crapauds juvéniles soit 3.5 %).

DISCUSSION

La comparaison des moyennes des tailles des crapauds récemment métamorphosés des 7 groupes expérimentaux permet de constater que la densité des têtards dans le volume d'eau accessible (limité par l'enceinte dans 3 des 7 groupes) a une influence sur la croissance des têtards. Par ailleurs, il s'avère que la croissance dépend aussi de la densité dans le volume d'eau effectif (volume d'eau dans tout le bassin).

On peut donc supposer que les eaux stagnantes à substrat de gravier où la nappe phréatique affleure, qui constituent, dans le Fossé Rhénan, les frayères les plus propices

(a)

Met 1 (jours)

700 sc
1500 sc
700 ac
3000 sc
3000 ac
1500 ac

taille moyenne (mm)

(b)

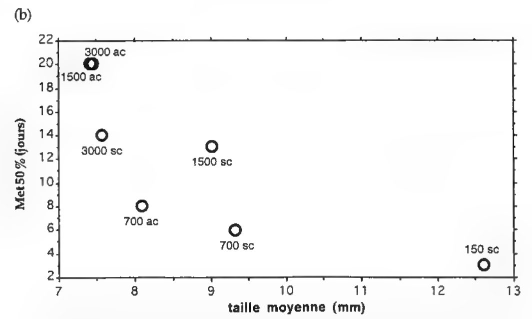


Fig. 3 – Dans cette figure, la taille moyenne à la métamorphose a été prise comme indicateur de l'intensité de l'effet de masse. Dans les deux graphiques, l'intensité de l'effet de masse diminue donc de gauche à droite. (a) Moins l'effet de masse est important (plus les tailles moyennes sont grandes), plus le laps de temps jusqu'aux premières métamorphoses (Met 1) est long ($n = 6$, $r = 0.93$, $P = 0.006$). (b) En revanche, moins l'effet de masse est important, plus le laps de temps entre les premières métamorphoses et la métamorphose de 50 % des têtards (Met 50 %) est court ($n = 7$, $r = -0.76$, $P = 0.033$). (Pour le groupe '150 sc' la durée Met 1 manque, la date d'éclosion ayant fait l'objet d'un oubli.)

au calamite, comportent un moindre risque d'effet de masse que des mares colmatées sans contact avec la nappe phréatique; mais le contact avec la nappe n'empêche pas que, lorsque la densité est élevée, l'effet de masse se manifeste aussi, d'autant plus que le volume d'eau accessible de ces sites est souvent très restreint.

Récemment, BEEBEE (1991), BEEBEE & WONG (1992) et GRIFFITHS et al. (1993) ont identifié, chez le crapaud calamite (*Bufo calamita*), l'algue dépigmentée *Prototheca richardsi* comme agent de l'effet de masse. Dans le modèle établi par BEEBEE & WONG (1992), seul le manque de nourriture est mis en corrélation avec l'augmentation des *Prototheca* dans l'eau, avec le renforcement de leur excrétion par les têtards. Selon ce modèle, la coprophagie des têtards, et avec celle-ci l'effet de masse, ne devraient donc pas augmenter en cas de haute densité des têtards tant que le nourrissage reste suffisant.

L'expérience présentée ici, tout comme celle de GRIFFITHS et al. (1993), prouve en revanche que la densité des têtards en elle-même peut être responsable de l'effet de masse. En effet, la quantité de nourriture par têtard a été suffisante pour les 7 groupes et ce facteur n'a donc pas pu limiter la croissance des têtards de certains groupes seulement.

En 1993, MIRANDA & PISANÓ ont effectué des expériences de laboratoire sur l'effet de masse chez les têtards de *Bufo arenarum*. Chez cette espèce, une densité élevée de têtards paraît aussi pouvoir déclencher l'effet de masse. MIRANDA & PISANÓ présument que les têtards perçoivent la densité au moyen de la vue.

Lors de l'expérience présentée ici, les plus grands sujets du groupe '700 se', pour lequel la densité des têtards s'élevait à 5 têtards par litre d'eau, ont juste atteint, à la fin de leur métamorphose, la taille des crapelets du groupe '150 se', pour lequel la densité était d'un seul têtard par litre. Une densité de 5 larves par litre d'eau a donc suffi pour provoquer un important effet de masse.

Les tailles moyennes du groupe '1500 ae' et du groupe '3000 ae' ne sont pas significativement différentes. On peut ainsi supposer qu'à partir d'une certaine densité l'effet de masse atteint son intensité maximale et qu'une augmentation supplémentaire de la densité n'entraîne plus une accentuation de cet effet, à condition que les facteurs abiotiques et la quantité de nourriture ne changent pas Il s'agit donc d'un phénomène de saturation. D'après nos résultats, l'effet de masse a atteint son intensité maximum à partir d'une densité de 10 à 20 têtards par litre.

Il ressort des données présentées ci-dessus que les têtards du crapaud calamite se métamorphosent à des tailles variables, à partir d'un minimum d'environ 7 mm (les tailles moyennes des groupes '1500 ae', '3000 se' et '3000 ae' dans la fig. 2).

Des jeunes crapauds élevés sans effet de masse pendant leur phase larvaire pourraient avoir une survie plus élevée que des crapauds qui ont subi un effet de masse, l'avantage de taille des premiers pouvant les rendre plus aptes à chercher leur nourriture, à échapper à la prédation, à s'enfouir en automne et à préparer des réserves pour l'hibernation. SMITH (1987) a pu en effet démontrer sur le terrain que, chez *Pseudacris triseriata*, les individus qui atteignent la plus grande taille à la métamorphose ont significativement plus de chances d'atteindre la maturité sexuelle que les plus petits. Dans une étude semblable, PFENNIG et al. (1991) sont arrivés au même résultat chez *Scaphiopus multiplicatus*.

Chez la plupart des amphibiens, l'effet de masse induit une prolongation de la période larvaire (Brockelman, 1969; Miranda & Pisanó, 1993; Newman, 1987; Smith, 1987; Smith-Gill & Berven, 1979; Wilbur, 1976). Ceci se vérifie également pour le crapaud calamite comme le montrent nos résultats. Il faut cependant noter que Beebee & Beebee (1978) ont obtenu des résultats contraires.

La différence entre Met 1 et Met 50 % est particulièrement élevée pour les groupes à forte densité. Cette différence s'explique par le fait que, dans ces groupes, quelques rares têtards se sont métamorphosés après un développement court, tandis que la majorité des larves présentaient un développement particulièrement long. Ce phénomène est sans doute lié à l'effet de masse. Il a aussi été observé par Miranda & Pisanó (1993) chez *Bufo arenarum*.

Dans cette expérience, tout comme dans celles de Griffiths et al. (1993) avec *Bufo calamita* et celles de Miranda & Pisanó (1993) avec *Bufo arenarum*, mais contrairement à ce que Brockelman (1969) a décrit pour *Bufo americanus*, aucune augmentation de mortalité n'a été observée à forte densité, ni pendant la période larvaire ni au cours de la métamorphose. Le taux de mortalité est resté en-dessous de 10 % dans tous les groupes.

L'influence de l'effet de masse sur la survie des jeunes crapauds dans les populations naturelles fera de notre part l'objet d'observations de terrain.

Résumé

L'expérience présentée a été centrée sur deux questions: (1) dans quelle mesure l'effet de masse chez les têtards du crapaud calamite (*Bufo calamita*) influence-t-il la taille des crapauds à la métamorphose? (2) l'effet de masse dépend-il de la densité des têtards dans le volume total d'eau qui les baigne (volume d'eau effectif) et/ou de la densité des têtards dans le volume d'eau qui leur est accessible?

Pour tester ces hypothèses, des groupes de têtards ont été élevés dans des bassins contenant tous la même quantité d'eau. Dans trois des sept bassins, le volume d'eau accessible aux têtards a été réduit à un dixième du contenu effectif au moyen d'une enceinte, faite d'un filet fin.

Les résultats montrent que l'effet de masse influence très fortement la taille des crapelets à la métamorphose. Il suffit d'une densité de cinq têtards par litre d'eau pour que la croissance soit inhibée Le volume d'eau effectif et le volume d'eau accessible jouent l'un et l'autre un rôle dans le mécanisme de l'effet de masse. Une augmentation de densité entraîne un raccourcissement de la période larvaire des têtards qui se métamorphosent les premiers, mais aussi une augmentation de la variation de la durée du développement.

Remerciements

Cette étude a été financée par le "Verein zur Förderung der Forschungsstation in der Petite Camargue Alsacienne" (Saint-Louis, France).

Toute ma reconnaissance va à Stefanie Busam et Reto Stocker pour le temps et le soin qu'ils ont apportés aux travaux fort exigeants de laboratoire.

Je remercie également l'association "eAu vive", qui a mis gracieusement la halle de la pisciculture et ses installations à notre disposition.

Merci à Andi Ochsenbein, Markus Fischer, Véronique Perrot et au Professeur Dr U. Sinsch qui ont accepté de relire le manuscrit, et à Jean Paul Binnert et Markus Fischer pour la traduction en français du texte allemand original.

Références bibliographiques

Andrén, C & Nilson, G, 1985. — Breeding pool characteristics and reproduction in an island population of natterjack toads (*Bufo calamita*) at the Swedish west coast. *Amphibia-Reptilia*, **6**: 137-142.

Banks, B & Beebee, T J C, 1987 — Diurnal spawning behaviour in the natterjack toad *Bufo calamita*. *Herpet. J.*, **1**: 154-155.

Beebee, T. J. C., 1979 — A review of scientific information pertaining to the natterjack toad (*Bufo calamita*) throughout its geographical range. *Biol. Conserv.*, **16** (2): 107-134.

----- 1983 — Factors influencing the growth and survival of natterjack toad (*Bufo calamita*) tadpoles in captivity. *Brit. J. Herpet.*, **6**. 294-299.

----- 1991 — Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga *Can J. Zool.*, **69**: 2146-2153.

Beebee, T. J. C. & Beebee, M. L., 1978. — A quantitative study of metamorphosis in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Brit. J. Herpet.*, **5**: 689-693.

Beebee, T. J. C. & Wong, A. L.-C., 1992. — *Prototheca*-mediated interference competition between anuran larvae operates by resource diversion. *Physiol. Zool.*, **65** (4): 815-831.

Blankenhorn, H J., 1972 — Meteorological variables affecting onset and duration of calling in *Hyla arborea* and *Bufo calamita*. *Oecologia*, **9**. 223-234.

Bregulla, D, 1988 — Temperaturuntersuchungen an Laichgewässern der Kreuzkröte *Bufo calamita* Laurenti, 1768 *Salamandra*, **24** (4): 276-286.

Brinkmann, R. & Podloucky, R., 1987. — Vorkommen, Gefährdung und Schutz der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) in Niedersachsen unter besonderer Berücksichtigung von Abgrabungen. Grundlagen für ein Artenhilfsprogramm. *Ber. naturhist. Ges.*, **129**: 181-207.

Brockelman, W. Y., 1969. — An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, **4**: 632-644.

Griffiths, R. A., Denton, J. & Wong, A. L.-C., 1993. — The effect of food level on competition in tadpoles: interference mediated by protothecan algae? *J. anim Ecol.*, **62**: 274-279

Grossenbacher, K., 1988. — Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. *Documenta Faunistica Helvetiae*, **7**.

Heusser, H., 1972. — Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen der Kreuzkröte, *Bufo calamita* Laur. *Oecologia*, **10**: 93-98.

Kabisch, K., 1990. — *Wörterbuch der Herpetologie*. Jena, Fischer.

Miranda, L. A. & Pisanó, A., 1993. — Efecto de la densidad poblacional en larvas de *Bufo arenarum* producido a traves de señales visuales. *Alytes*, **11** (2): 64-76.

Newman, R. A., 1987. — Effects of density and predation on *Scaphiopus couchi* tadpoles in desert ponds. *Oecologia*, **71**: 301-307.

Pfennig, D W., Mabry, A. & Orange, D., 1991 – Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus*. *Ecology*, **72** (6) 2240-2248.

Sinsch, U., 1988 Auskiesungen als Sekundärhabitate für bedrohte Amphibien und Reptilien. *Salamandra*, **24** (2/3): 161-174.

----- 1989. – Die Kreuzkröte (*Bufo calamita*): Dynamik und Mikrohabitate einer Kiesgrubenpopulation. *Verh. Ges. f. Ökol.*, **18**: 101-109.

Smith, D. C, 1987 – Adult recruitement in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, **68** (2): 344-350.

Smith-Gill, S J. & Berven, K. A., 1979. – Predicting amphibian metamorphosis. *Amer. Natur.*, **113** (4): 563-585.

Wilbur, H. M., 1976. – Density dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. *Ecology*, **58**: 206-209.

Corresponding editors: Pierre Joly & Günter Gollmann.